

小脳に学習で獲得される内部モデル

川人光男

(講義録担当：雨森賢一，竹村文)

1 はじめに

先ほど我々の研究グループのコンセプチュアルな立場はどのようなものかという質問がありましたので、そこから答えさせてもらうことにしましょう。じつは、この今からお話しする仕事はその答えになっているのではないかと思うのです。脳の研究には、大きく言って3つあります。ひとつは計算論的なアプローチです。脳が視覚にしろ、運動制御にしろ、どういう問題を解いているかということ、また、どのような情報処理の問題を解かなければいけないかということから始めて、そこからトップダウン的におりていく。最後はハードウェアまでたどりつこうという、上から下というアプローチです。それから、神経生理学、神経解剖学、一般に神経生物学と呼ばれるアプローチがあります。まず脳というハードウェアがあって、そこに電極を刺したり、染色したりして、その中から機能とか情報表現とかがわかればよいというボトムアップのアプローチがあります。それ以外に、心理学的、あるいは行動学的な研究があります。とにかくヒトを対象にして、それは視覚にしろ、運動制御にしろ、いろいろな実験をしてみて、その中からヒトが持っている特性を取り出して、そこから脳を理解しようというアプローチです。

その3つの種類のアプローチというのは、どれも一様に脳を知ろうという意味では、同じ目標に向かっているのですが、それぞれが互いに批判しあうのは簡単なことです。例えば計算論的なアプローチに関して言えば、「脳における情報処理」と言っているが、脳のことは何も知らなくて、単に工学的なだけで、あまり根拠はないではないか、という批判があり得るわけです。それから、神経生物学的なアプローチに関して言えば、確かに実際の脳を扱ってはいるが、脳がどのような問題を解いているとか、情報処理とか情報表現とか、そういった問題にはたどり着けない、いつまでたっても地面にはいつくばっているだけだという話もあるわけです。それから、行動学とか心理学というのは、脳の中のことは何もわかっていなくて、単に現象を記述しているにとどまり、計算理論のこともわからなければ、ハードウェアにもつながらない、といった批判もできます。このように、お互いに違う立場の人を攻撃するのは簡単なわけです。しかし、それは非常に非生産的な方法で、私たちとしては、この3つのレベルが全部つながって、上から下まで糸が1本ちゃんと通っているようなストーリーをつくりたいと思っています。

しかし、それは言うのは簡単で、やるのは非常に大変です。なぜかというと、情報処理に関する理論を実験的に証明するというのは、やはりすごくレベルが違うのです。だから、ちゃんとやろうとすると大変です。でも、1つくらい成功例がないとなかなか元気が出ないというので、今からお話しするのは比較的成功的な例ではないだろうかという気持ちがあります。僕らは、比較的、研究所の資金とかスペースとかに恵まれていて、今言った3つのレベルの人たち全部とは言いませんが、計算理論、ロボティクス、心理実験の研究者を抱えていて、神経生理学の共同研究者もいます。そして多くの場合、1つの問題をいろいろな方法から攻めているので、何となくお互いのことがわかっているという状況です。だれもがそういう恵まれた環境にないということはわかっているのですが、1つのレベルだけに閉じていると、どうしてもほかのレベルで何が常識なのかとか何が問題なのかというのは見えにくくなるので、広い立場もあるのだということを知っていただきたいと思います。

2 小脳について

(図1：小脳と大脳 (スライド全体))

今からお話しするのは、小脳の中に内部モデルがあるらしいということトップダウンから神経生理学のデータまで通した話をしようということです。図1に小脳と大脳の比較があります。ヒトの小脳は、大脳に比べて、重さは10分の1なのですが、表面積は半分ぐらいあって、ニューロンの数は小脳のほうが大脳よりかえって多くなっています。

(図2：小脳各部への主要な入力と出力 (スライド全体))

図2に、小脳各部への主要な入力と出力を載せています。1つ大切なことは、小脳というのは、場所によって入力と出力が全然違うということです。表の上から順に古い部分で、下のほうが新しい部分です。古い部分においては、入力は、感覚器官からの直接入力、出力は運動ニューロンの一歩手前、プリモーターニューロンというところへ行っています。つまり、感覚から運動への変換に直接かかわっているということがわかります。一方、小脳の中でも新しい場所は、大脳皮質と結ばれています。それも大脳皮質の特に非常に新しい場所と結ばれていることから、感覚運動変換に直接かかわっているというよりは、もっと高次機能にかかわっているということが示唆されます。

(図3：小脳とヒト知性 (スライド全体))

小脳というのは、今まで運動制御ばかりと思われていたのですが、実はそうではありません。図3の左の図で示した場所に、系統発生的に新しい歯状核があります。ここは、人ではチンパンジーの3倍ぐらいの大きさになっています。また、図3の右下には、小脳と知性の相関に関する実験結果を示しました。大学生100人ぐらいの統計を取り、小脳のサイズといろいろな運動能力、認知能力の間の相関を図ったところ、有意な相関があるということがわかっています。1つは、1秒間にどれだけたくさんタッピングできるかという運動制御能力ですが、そのみならず、新聞記事を読んでおいて1時間後にどれだけ覚えているかという言語記憶のテストをしますと、これも強い有意の相関があることがわかっています。さらにおもしろいのは、一般的な知能指数と小脳のサイズの間にも正の相関があります。ただ、これは有意とは言わないレベルです。ほぼ同じ大きさの大脳皮質左側頭葉に関して全く同じテストをしますと、この3つの成績とのサイズとの間に何も相関がありません。これをそのまま真に受けると、あなたの知性にとって、小脳は必要だが、大脳皮質は必要ないということになるわけです(笑)。

2.1 小脳の神経回路

小脳のおもしろいところは、このように機能が全然違って、新しい部分は明らかに人の高次機能にとって大切なのですが、回路構造は一樣なところ。また細胞の種類が非常に限られているということも大脳皮質と違って。だからこそ、小脳の研究の期待は、古い機能に関しての計算原理がきちっとわかれば、言語とか意識とか分裂病といった、そういう難しい問題に関しても一気にわかる可能性がある。そういった期待があるわけです。

(図4：小脳皮質の神経回路 (スライドの左側の図))

図4には、小脳皮質の基本的な構造を載せました。小脳の構造というのは、ごくごく簡単な入力から出力への変換機構というようにみなせます。小脳の唯一の出力ニューロンは、プルキンエ細胞というこういう立派な細胞です。このプルキンエ細胞の軸索だけが小脳皮質の外へ出ていきます。一方、プルキンエ細胞に入ってくる入力は主に2つあって、図の青で書かれた平行線維と赤で書かれた登上線維です。平行線維入力は小脳の外からの非常に多くの苔状線維入力から来ています。苔状線維入力は顆粒細胞に中継されます。この顆粒細胞というのは100億個以上あって、脳のほかのニューロンを全部足したよりももっとたくさんあると言われています。この顆粒細胞の軸索が小脳皮質の表面に平行に走り、これが平行線維とよばれています。そして、プルキンエ細胞の樹状突起に数十万個のシナプスをつくるわけです。平行線維入力とよいコントラストをなしているもう一つの入力は、登上線維入力という図中で赤で書いた強力な興奮性の入力です。これはたった1本の軸索だけが、プルキンエ細胞1個に対

して入力をつくっているだけです。

(図5：小脳皮質の神経回路のスライドの右の小さな模式図)

簡単のために抑制性の介在ニューロンを全部無視してしまうと、小脳皮質とは、苔状線維の起始細胞が小脳の外にあって、苔状線維が入ってきて、顆粒細胞を経由するところで、ニューロンの数がぐっとふえて、そこから平行線維入力を経てプルキンエ細胞に入ってきて、外へ出ていく。1個のプルキンエ細胞には1本の登上線維入力というのがあって、この起始核というのは、下オリブ核ニューロンというものです。

登上線維は1つのプルキンエ細胞に1つあるため、主に解剖学的な議論から、これは1人の生徒に1人の先生がついている学習様式ではないか、と考え、Marr、Albus、伊藤正男先生らは、30年ぐらい前に登上線維が教師になって運動学習が起きるのだという仮説をたてられました。そして、20年ぐらい前から、想定された平行線維とプルキンエ細胞の間のシナプスの可塑性が、長期抑圧とか長期増強であるというのがわかってきました。しかし、実際に小脳皮質の中に何が計算論的に獲得されるのかという問題は、こういう古典的な議論からは何も言っていなかったので、私たちは15年ぐらい前から、小脳皮質の中に、内部モデルが獲得されるのだらうということを手張してきたわけです。

(図6：単純スパイクと複雑スパイク)

プルキンエ細胞にはたくさんの平行線維入力と登上線維入力との2種類があるのですが、平行線維入力によって起こされるスパイクと登上線維入力によって起こされるスパイクは、形が違います。これは細胞外の記録でも見分けることができます。平行線維からの入力で引き起こされるものは、シンプルスパイクと言って、単純なスパイクの形をしています。それに対して、登上線維で引き起こされるスパイクは、樹状突起上のカルシウムチャンネルを開きますので、たくさんピークのあるコンプレックススパイク、複雑スパイクと呼ばれるものを出します。

3 小脳内部モデル理論

小脳の内部モデル理論というのは、一言で言いますと、小脳は入力を出力に変換する神経回路の集まりで、先ほど言った平行線維からプルキンエ細胞のシナプスの伝達効率を変化させることで、さまざまな変換を小脳が学べるというように考えます。学習には教師がいて誤差を教えてくれる。この教師というのは登上線維で、その教師信号は誤差信号であるというところが、古典的な議論と新しい理論の1つの違いでもあります。

この学習の形態は、学習理論の中では、教師あり学習と呼ばれるものです。教師がいるということは、何か体の外にある運動のための体の一部、あるいは道具、さらにコミュニケーションのためには他人の脳といった、とにかく脳の外にあるもののまねをするということになります。内部モデルというのは、脳の中にあるという意味で内部で、モデルというのは、シミュレーション、エミュレーション、つまりまねをするという意味で、モデルという言葉を使います。ですから、小脳内部モデル理論というのは、別に運動制御に限らず、小脳の古いところから新しいところまで、こういった原理で小脳がいろいろな情報処理に役立っているのではなからうか、というように考える理論なのです。

3.1 運動制御における内部モデル

獲得される内部モデルの一例として、たとえば2関節の腕のモデルを考えることにしましょう。

(図7：Bと書かれた図)

1が上腕、2が前腕としますと、肩のトルクが τ_1 、肩の関節角が θ_1 、ひじのトルクが τ_2 、ひじの関節角が θ_2 とおけます。このとき、トルクと関節角の間に、こういう非線形の微分方程式が成り立ちます。

(図8：Cと書かれた図の非線形方程式)

これは左辺の $\tau_1 \tau_2$ を入力と思って、右側の θ_1, θ_2 を求めるものと考え、順モデルとよばれるものに相当し、運動指令から軌道を推定するという順方向のモデルになっています。

逆に、 θ_1 とか θ_2 にその時点での関節角、角速度、角加速度を入れてやると、時々刻々、どのようなトルクが必要かという運動指令が計算できることとなります。これを逆モデルといいます。もともとロボティクスや制御工学では、こういう形で方程式に基づいて順モデルと逆モデルという枠組みが考えられていたわけなのですが、こういうものが脳の中にあるとはなかなか思えないために、生物学では最近までなじみのないものでした。

(図9：C と書かれた図の逆ダイナミクス、と書かれたニューラルネットワーク)

ところが、人工的なニューラルネットワークモデルの研究が進みますと、逆ダイナミクスは 図9 のような簡単な3層の神経回路であらわせるということが分かってきました。さらにシナプス荷重を変化してやりさえすれば、様々なモデルを近似できるということがわかってきたわけですが、この問題について認識しはじめたのは、15年ぐらい前なのですが、私たちもその走りの1つです。

この逆ダイナミクスのニューラルネットワークモデルは、先ほど見た小脳の回路とよく似ています。ですから、小脳が運動制御で言うところの逆モデルを学習で獲得できる可能性は、十分にあるということが出来ます。ただ、ニューラルネットで言うところのシナプス荷重がきちんと学習と対応づけられなければなりません。

3.2 小脳フィードバック誤差学習

逆モデルをどう学習で獲得するかというのは単純ではありません。まず、軌道の誤差が運動指令の信号に使えないのです。座標系も違うし、それから時間波形も違うから、軌道の誤差を何とか運動指令の誤差に変えるような機構が何か必要だということになります。1つの可能性はフィードバック制御器です。小脳の学習のひとつのモデルとして、フィードバック誤差学習モデルをあげることにしましょう。フィードバック誤差学習モデルについては片山先生の講義を参考にしてください。図10にフィードバック誤差学習の逆モデルのところを、小脳の単純化した回路で置き換えた図を載せました。

(図10：小脳フィードバック誤差学習の逆モデルのところにネットワーク構造を加えた図)

逆モデルの部分に小脳の3層の神経回路が入っています。登上線維入力によって、平行線維からプルキンエ細胞へのシナプスの伝達効率が変わるという仕組みになっています。ですから、この小脳のフィードバック誤差学習モデルではプルキンエ細胞の発火のうち平行線維で引き起こされる単純スパイクが前向きフィードフォワードの運動指令をあらわすということになります。また、平行線維入力は、目標軌道をあらわすということになります。さらに、小脳皮質は全体として逆モデルを構成していて、登上線維入力は運動指令の空間での誤差をあらわすということになるわけですが、モデルからこういう予測ができるのですが、幸運なことに、これらの予測を神経生理学的に共同研究でいろいろ検証することができました。

4 フィードバック誤差学習と小脳の学習の比較

4.1 フィードバック誤差学習と運動指令の教師つき学習

フィードバック誤差学習と最急降下法とを比べておくと、理論的な意味合いが分かりやすいでしょう。いま、フィードフォワード運動指令を τ_{ff} 、シナプス加重を ω 、フィードバック運動指令を τ_{fb} と書くと、式の上でフィードバック誤差学習は次のように書けます。

$$\frac{d\omega}{dt} = \epsilon \left(\frac{\partial \tau_{ff}}{\partial \omega} \right)^T \tau_{fb} \quad (1)$$

一方、運動指令に対する教師つき学習はつぎのように書けます。もし理想的なフィードフォワード運動指令というものが存在して、それを $\tau_{desired}$ としますと、学習の誤差関数 E は、

$$E = \frac{1}{2} (\tau_{desired} - \tau_{ff})^T (\tau_{desired} - \tau_{ff}) \quad (2)$$

と書いて、この誤差関数の ω に対する最急降下法による学習は、

$$\frac{d\omega}{dt} = \epsilon \left(\frac{\partial \tau_{ff}}{\partial \omega} \right)^T (\tau_{\text{desired}} - \tau_{ff}) \quad (3)$$

となります。2つの学習の式を比較しますと、 τ_{fb} が $\tau_{\text{desired}} - \tau_{ff}$ に変わった以外は一致します。ここから、フィードバック誤差学習におけるフィードバック運動指令 τ_{fb} は、運動指令の誤差を近似するものであるということがわかります。これは何を意味するのかというと、フィードバック誤差学習におけるフィードバック運動指令 τ_{fb} は、運動指令の誤差の近似であるということです。この仮説を実現するためには、フィードバックの運動指令 τ_{fb} と、その目標とする正しい運動指令 τ_{desired} とが、同じ座標系であらわされていなければいけないということが示唆されます。それから、フィードバックの運動指令 τ_{fb} と、運動指令の誤差 $\tau_{\text{desired}} - \tau_{ff}$ が似たような時間波形を持っていなければいけないという要求も出てくるわけです。これは神経生理学的に、後で実際に検証することになります。

4.2 シナプス可塑性とフィードバック誤差学習

このフィードバック誤差学習がプルキンエ細胞の LTP、LTD で実現されると考えると、次のような考察が可能になります。1個のプルキンエ細胞の出力の発火頻度を y とします。また i 番目の平行線維の入力の発火頻度を x_i と書きます。その i 番目のシナプスの荷重を ω_i とし、入力の数 N 個あるとします。これは大体 20 万個ぐらいあります。簡単のために、プルキンエ細胞の出力は入力の線形結合と思うと、

$$y(t) = \sum_{i=1}^N \omega_i(t) x_i(t) \quad (4)$$

と書けます。この定式化に基づくと、伊藤正男先生らの発見した小脳プルキンエ細胞の LTD とか LTP は、次のように書けます。

$$\frac{d\omega_i(t)}{dt} = -\epsilon x_i(t) (c(t) - c_0) \quad (5)$$

つまり、 i 番目の平行線維のシナプスの伝達荷重の時間変化は、(平行線維の入力 $x_i(t)$) \times (登上線維の発火頻度 $c(t) -$ 登上線維の自発放電の発火頻度 c_0) にマイナスをつけたものであると言えます。マイナスの符号は、平行線維入力が発火して、かつ、登上線維入力も発火しているときには、その平行線維経由のシナプス荷重が減る、つまり長期減弱、LTD (long term depression) が起ることに対応しています。逆に、登上線維入力が発火してなくて、平行線維入力だけが入ってくる時は、長期増強といって、荷重の増加が起きるわけです。

さて、これをフィードバック誤差学習の式に対応させることにしましょう。一つ注意すべき点は、プルキンエ細胞が抑制性の細胞であるという点です。すなわち、プルキンエ細胞の出力 y がフィードフォワード運動指令 τ_{ff} の符号を変えたものだとすると、次のような式変形ができます。

$$\begin{aligned} \frac{d\omega_i(t)}{dt} &= \epsilon \left(\frac{\partial \tau_{ff}}{\partial \omega_i} \right) \tau_{fb} \\ &= \epsilon \left(\frac{\partial (-y)}{\partial \omega_i} \right) \tau_{fb} \\ &= -\epsilon x_i(t) (c(t) - c_0) \end{aligned} \quad (6)$$

つまり、フィードバック運動指令 τ_{fb} は式の上では、登上線維入力の活動度の変化で表現される、ということが示唆されるわけです。これが数学的なストーリーで、唯一のトリックは単純な最急降下法をするかわりに、その運動指令の誤差をフィードバックの運動指令で置きかえたというだけです。これが本当に成り立つかどうかというのを実験的に見ていくわけです。

4.3 複雑スパイクと単純スパイクの鏡像関係

この理論からもう1つ予測ができます。登上線維入力による発火頻度と、単純スパイクの発火頻度がちょうどミラーイメージになるということが式で導き出せます。減衰項を加えた平行繊維のシナプス加重の学習の式は次のようになります。

$$\tau \frac{d\omega_i(t)}{dt} = -\epsilon x_i(t)(c(t) - c_0) - \omega_i(t) \quad (7)$$

これを、 τ が十分大きいという仮定のもとで、荷重の変化がないとすると、

$$\omega_i(t) = -\epsilon \langle x_i(t)(c(t) - c_0) \rangle \quad (8)$$

と書けます。 $\langle x_i(t)(c(t) - c_0) \rangle$ は $x_i(t)$ と $c(t) - c_0$ の相関を表します。このとき、プルキンエ細胞の出力は、

$$y(t) = -\epsilon \sum_{i=1}^N \langle x_i(t)(c(t) - c_0) \rangle x_i(t) \quad (9)$$

となります。ここでシナプス荷重 $w_i(t)$ は、登上繊維入力と正の相関を持っている平行線維入力の場合は正になって、負の相関を持っている場合は負になります。ですから、荒く言えば、シンプルスパイクは、コンプレックススパイクと逆の波形になるということがわかるわけです。一言で言うと、フィードバック制御で学習が行われていると考えた場合、学習が終わった後、シンプルスパイクとコンプレックススパイクの間には、学習前にはなかった鏡像関係ができあがることになります。

4.4 追従眼球運動の神経生理学的研究

4.5 追従眼球運動

(図 11: 追従眼球運動の神経生理学的研究)

河野さんたちはサル(河野さん)の眼球運動を調べています、こういうサル(河野さん)の目の前に大きなスクリーンがあって、それが10度/秒とか160度/秒とか、比較的ゆっくりした速度で動く。そうすると、サル(河野さん)の目はその広い視野の動きにつられて反射的に動くわけです。これは反射運動なのでこの運動そのものはトレーニングする必要はないのですが、実は、大脳や小脳の立派なところがこの制御にかかわっているということが、破壊実験とか、そのニューロン活動の記録から、河野さんたちが示していて、大脳皮質の中で、モーションの検出にかかわるもっとも高次の領野だということがわかっているMST野、そこから、大脳-橋線維で、背外側橋核というところに入力がきて、そこから今度は苔状線維で、小脳のVPFL (Ventral paraflocculus、腹側傍片葉) というところから出力が出ている。こういう部分がかかわっているということを河野さんたちが突きとめていて、こういう場所から電気生理学的にニューロンの発火活動をとっているのです。

これは反射運動なのですが、smooth pursuit という小さなターゲットがゆっくり動いて、それを目で追いかけるという運動とか、輻輳運動も、ほぼ同じ神経回路が使われているだろうということが、やはり河野さん、竹村さんたちの研究でわかってきたのです。ですから、これは研究に適している特別単純な眼球運動を使っているのですが、いわゆる遅い眼球運動のかなりの部分がこの回路で制御されているだろうというように思われているのです。ですから、ここでわかったことは、また smooth pursuit とか輻輳運動にも関係しているだろうというわけです。

4.6 眼球運動に関する小脳の動作のスキーマ

(図 12: 小脳フィードバック誤差学習の図)

これは簡単な眼球運動なのですが、それを制御している神経回路の形というのは結構複雑で、それを実はフィードバック誤差学習のブロックダイアグラム、これはなるべく似るようにかいたのがこの絵になっているわけです。私の必読論文、「Current opinion in neurobiology」にも入っているし、それから資料にもこの絵は入っているので後でゆっくり見てもらうといいと思うのですが、下の部分が僕らの理論で言うフィードバック制御器になっていて、上の部分はその逆ダイナミクスに対応する系統発生的な新しい部分なのです。この場合、理想軌道の生成は、一体脳の中で表現されているのかどうかという問いには、この場合は随意運動ではないので、目標となる軌道が、いわば外界から来るわけです。これは、VORという眼球運動があるのですが、頭を振ったときに、それと逆方向に目が動いて、それで画像のブレを少なくするローショナルVORと、体が横に動いたときのトランスレーショナルVORという眼球運動があります。トランスレーショナルVORのセンサーである耳石器のゲインは非常に低くて、あまりローショナルVORほど性能がよくないから、フィードフォワードで制御仕切れないのです。それで、網膜上の像のブレを使って、それと逆方向に眼を動かして、網膜像のブレを抑えるという制御系が追従眼球運動なのです。

ですから、もともとは視覚刺激に誘発されると書いてあるが、この大もとは自分の体が動くという、歩くとか、何か姿勢を動かすとか、そういうところから始まっていて、とにかくそれで視野全体が動きます。それと眼球の動きとの誤差を計算すると、フィードバック制御の一番肝心な誤差の引き算する部分というのは、実は網膜上の Motion detection cell が光学的に行っていることで、どこか脳の中のニューロンが引き算しているわけではないです。そういう意味で、もともと考えていたフィードバック誤差とはちょっと違うのですが、とにかく網膜で誤差が計算されて、網膜から外側膝状体、視覚領野、上側頭溝壁のMT・MST野に入力がいって、ここから橋核、それから苔状線維で、顆粒細胞に入って、プルキンエ細胞に至る。プルキンエ細胞からの出力は脳幹に戻ってきて、外眼筋運動ニューロンを支配して目が動くという経路があるということが一生懸命調べられていてわかっているわけです。

それ以外に僕らにとってすごく興味深いのは、この網膜からの出力は、系統発生的に古い視覚系、副視索系、pretectum の nucleus of optic tract や lateral terminal nucleus というところへ行っていて、これも直接その脳幹に入ると考えられている。ちなみに、この副視索系というのは、鳥類ではメインの視覚系なのです。しかも、この副視索系の出力が下オリブ核にコピーが送られていて、下オリブ核から対側の小脳へ入ってくる。こう見ると、僕らの理論の解剖学的な神経回路が、もうこれを見ただけでほぼ証明されたと言って過言ではないというか、副視索系が系統発生的に古いフィードバック経路であり、大脳皮質MST野を通る系がフィードフォワード的な経路であり、フィードバック経路のその運動指令の誤差が小脳に上がっているというように、脳の理論研究家の私のバイアスのかかった目から思えるわけです。

4.7 追従眼球運動と単純スパイク・複雑スパイク

(図 13: 追従眼球運動と単純スパイク・複雑スパイクのスライドの図)

しかし、そう言っても仕方がないので、もっと河野さんたちがとったデータをちゃんと解析しましょうというわけで、ここから少し電総研グループのデータの説明をすることにします。ターゲットというか、visual stimulus という何か点みたいな感じがするのではないですか。そうではないのです。全視野いっぱい広がる large-field stimulus が下にぱっと動く。そうすると、その下に動くのに応じて、眼球が下に動き出すわけです。この横軸が 100 ミリ/秒、200 ミリ/秒、300 ミリ/秒って、すごく短い時間だから、非常に早い反射運動だということがわかります。ゼロが large-field stimulus が動き出した時間をあらわして、それから、わずか 50 ミリ/秒とか 60 ミリ/秒で目が下に動き出しているわけです。そのときに、1 個のプルキンエ細胞から記録して何回もさらに試行させて、50 回記録したものをずらっと並べて、ラスタプロットで表示したのがこの図です。緑の小さなマルでかいてあるのが単純スパイクで、平行線維の入力で引き起こされるスパイクです。こちらの二重の赤マルでかいたのは、複雑スパイクです。この図から、まず複雑スパイクの数が圧倒的に少ないというのがわかります。それから、目が下向きに動いているときは、単純スパイクの発火頻度が目が動き始めるとこ

るでふえていて、複雑スパイクが減っているということがわかります。逆に、刺激が上向きに動いて目が上向きに動いているときは、単純スパイクの発火頻度がぐっと減って、複雑スパイクがわーっとふえているというのがわかります。

でも、この絵だけを見ていると、この複雑スパイクはたかだか1秒間に1個か2個しかでないのです。しかも、これは50回ぐらい試行があるのに、出ているときでも多分20個ぐらいしかない。たまにしか発火しないわけです。ましてや発火しないときなんか、ほとんど発火していないわけです。こんな複雑スパイクがちゃんと運動指令の誤差を正しい座標系で正しく運んでいるという仮説は、この絵を見ると、とても信じられなくて、だから、昔は climbing fiber、登上線維入力というのは、貧弱な情報しか運んでいないのか、それともかなり豊かな情報を運んでいるのかという議論があり、全然違う考え方があったわけです。たかだか1秒間に1個か2個しか climbing fiber というのは発火しないから、複雑スパイクは予測しない変な出来事が起きたときに、1回ぼんと発火して、予測しない出来事を検出する役割をしている。情報の表現は0か1、all or nothing で、これは使われても、強化学習にしか使えないというように思われていた時期がありました。

最近ですと、Andy Barto と Jim Houk というのは、basal ganglia の強化学習で大ヒットしてすごく有名になったのだが、実は10年ぐらい前には、彼らは強化学習というのは小脳で得られていると主張して、激しく私たちと対立していたのです。でも、いろいろ調べてみると、小脳で強化学習が起きているとすると、小脳って変なことしかできないということが理論的にわかって、彼らはもう小脳と言わなくなって、強化学習は basal ganglia だと言って、うまくいったという変な縄張り争いみたいな話があります。

とにかくそういう考え方がずっとあって、今でもそのように思っている人がいます。例えば Allan Gibson とかはきっと今でもそう思っていると思います。それに対して、いや、そうではなくて、climbing fiber は、実はすごく豊かな情報を与えているのだというのが、多分 J. Simpson とかが走りなのだが、計算論的には僕らがすごく言い出したのです。複雑スパイクはちゃんと大きさの情報と方向の情報と両方持ったエラーシグナルであって、実は発火は少ないのだが、発火頻度というのを考えると、実は1秒間に1個か2個しか出ないが、100ヘルツとか200ヘルツのすごい高い周波数の誤差信号を伝えている。その誤差信号はフィードバック誤差学習で、うまく使えるのだということを言い出したわけです。そんなの、一見ばかげているでしょう。1秒間に1発か2発しか発火しないものが100ヘルツ、200ヘルツの高周波の情報を伝えるというのは考えられないのだが、実は平均してみるとちゃんと伝えていたということなので。

4.8 瞬時発火頻度が単純スパイクと複雑スパイクの情報のキャリアである

(図 14: Instantaneous firing frequency is information carrier for CS and SS)

これは、竹村さんが実験して、小林君が一生懸命プログラムを書いたというデータなのですが、これは特にコンプレックス・スパイク、複雑スパイクに興味があったから、とにかく上向きの刺激を、1個のブルキンエ細胞をなるたけ長い間ホールドしてもらって、とにかく多数回とる。一番たくさん取った細胞だと1,000試行ぐらいとっているのです。これは9個の細胞の平均なのですが、全部で5,000試行ぐらいを加算した結果なのですが、実験家に泣いてもらって、そういうことをお願いしてやってみたら、実は複雑スパイクは、それ見たことか、ちゃんと高周波の成分を運んでいたというのがこの絵で表されています。この図では、上向きに動いているときは、先ほど言ったみたいに、単純スパイクは発火頻度を下げますが、複雑スパイクは発火頻度を上げる。ただ上げるだけではなくて、実は単純スパイクはすごくきれいな鏡像関係になった時間パターンを持つように発火頻度が上がっているのです。この鏡像関係は1個のセルにおける単純スパイクと複雑スパイク同士が持っているのですが、9個のセルの加算平均をすると、もっと滑らかな波形が出てきました。

しかもこの時間波形が特別な意味を持っていて、これは実は五味さんと設楽さんが最初にやった仕事にさかのぼるのですが、スクリーンの速度が図 A のように時間的に変化するとします。横軸が時間を表し、縦軸がその速度を表しているのです。そういうとき、眼球の速度は青い線がかいたみたいに变化するのです。そのとき、眼球加速度はこういうふうに変化して、それから眼球の位置はこういうふうに変化する。もし僕らが言うように、小

脳皮質に制御対象、ここでは眼球の逆ダイナミクスモデルがあるのであったならば、1個のプルキンエ細胞の発火頻度というのは、逆ダイナミクスモデルで表現されるはずなのです。

(図 15: 同じ条件のデータをアンサンブル平均した結果)

ですから、1つのプルキンエ細胞で、一定の視覚刺激の速度のデータを先ほどみたいに1,000回とは言わないが、100回とか200回とかとってもらって、それをずっとアンサンブル平均する。いつもこの時刻ゼロというのは、この四角のスクリーンに投影した視覚刺激が動き始めた時間をあらわしているのですが、そのときに、プルキンエ細胞の単純スパイクの発火頻度、それから眼球の加速度、眼球の速度、眼球の位置をアンサンブル平均すると、こういうふうに変化がそろっています。

(図 16: プルキンエ細胞の発火頻度の逆ダイナミクスモデル)

そのときに、1個のプルキンエ細胞の発火頻度 $F(t)$ を眼球の加速度、眼球の速度、眼球の位置の線形回帰モデル、ARモデルみたいなものなのですが、でフィットしましょう。ただし、この場合はフィジカルな意味合いがあって、眼球を動かすために慣性力と粘性力と弾性力に抗して力を発生しなければいけないのだが、それにこの3つの項が対応している。Mというのが眼球の慣性モーメントみたいになっていて、ここで慣性力を計算している。Bが粘性定数で、ここで粘性力を発生して、ここでKが弾性係数で、ここでばね力を発生している。この3つで必要な運動指令が計算されるということです。しかし、目が動いていないときも、プルキンエ細胞というのは50スパイク/秒ぐらいの自発発火頻度があるから、その分のげたの分、F bias というのは必要だし、それから、プルキンエ細胞が発火してから、眼球が動き出すまで10ミリ秒ぐらい時間おくれがあるということはわかっていましたので、プルキンエ細胞の発火 $F(t)$ とすると、眼球の運動の変化は $t + \delta$ で起こっているのです、こういう δ という時間おくれを許しておいてあげる。そうすると、この式の中には、MBK と δ と F bias の5つパラメータがあるから、この5つのパラメータをモデルの予測、この図では黒マルで示す実際の発火頻度を一番よく予測できる赤の再構成した波形を作れるように、それぞれ最小二乗法で推定しようとしたわけです。そうすると、結構驚くべきことには、僕らは驚いたのですが、すごくよくフィットするではないかというわけです。しかも、1つの刺激で特定の波形だけでフィットすると、そのようなのはパラメータが5つあるから単なるパラメータフィットではないかと言われるのだが、そうではなくて、刺激速度がいろいろなパターンとか、刺激の方法が違うとか、それから刺激のデュレーションが違うとか、発火パターンは全部そろって違うのですが、そういうものをすべてよく予測できる。こういうモデルが一番いいというようなことは、五味さんが統計的な検定を使って、ごりごりとたくさんデータに関して示していて、それはごく最近、98年の『Journal of Neurophysiology』に出ているのです。

(図 17: 小脳スキーマ)

こういうわけで、ちゃんと単純スパイクの発火パターンが、逆ダイナミクスモデルで再現されるというだけでなく、実は複雑スパイクも同じように逆ダイナミクスモデルで予測できて、先ほど言った、まず単純スパイクと鏡像関係があるということが確認されました。しかもこれは1個1個のニューロンに関して単純スパイクと複雑スパイクの間に鏡像関係があるということも統計的に示されています。つまり複雑スパイクのモジュレーションが浅い細胞に関しては、単純スパイクのモジュレーションも浅いとか、複雑スパイクに加速度成分が勝っているやつは、単純スパイクも加速度成分が勝っているというようなことが統計的に示されて、結局、この2つには統計的な相関があるということがわかったのです。だからといって、どちらが原因でどちらが結果かとは言えないが、僕らのモデルでは、複雑スパイクが誤差信号になって、単純スパイクの時間波形が獲得されると思っているから、1つ1つのニューロンに関して、この2つに統計的な相関があるということは、これが原因でこれが結果という僕らのモデルにぴったり合っているのです。

こういう時間波形の議論も、すごく僕らにとってはおもしろかったのですが、今になってみると、実は、河野さんたちが既に発見していた座標系の話が一番このモデルを強く証拠づけているかなと思います。これはどういうことかということ、ポピュレーション符号化から発火率符号化への変換ということでもありますが、大脳皮質の先ほど言ったMST野とか橋核には、視覚刺激の運動に対して応答する motion sensitive なニューロンがあるわけです。こいつらは、先ほどの追従眼球運動に使う大画面のドットパターンの動きに対しても、発火頻度をふや

します。しかし、何に対してもよく発火するというものではなくて、特定の方向、特定の速度の刺激に対して一番よく発火する。

そういうことを河野さんたちが徹底的に調べていて、ここでは特に方向のことを書いてありますが、大脳皮質MST野でたくさんのニューロンを記録して、これは多分200くらいあったと思うのですが、その200個くらいのニューロン1つ1つについて、どの方向が最適刺激の方向かということを決めて、それを極座標でプロットしたのがこの絵になっています。上が上側、下が下側、左が記録部位と同側、右が反対側なのですが、これで見てもらえばわかるように、針の方向が最適方向なのだが、360度全部をほぼ一様にカバーしています。だから、どの方向を表現しているニューロンも、ほぼ一様に分布しているわけです。同様に、背外側橋核でも、そういう一様分布が見られる。

ところが、プルキンエ細胞に関しては、そういう一様分布ではなくて、ニューロンはほぼ2種類にだけ分けられて、垂直の細胞と水平の細胞しかないのです。どういう意味かということ、垂直細胞に関しては、単純スパイクの最適刺激の方向は下側で、複雑スパイクは鏡像になっていますから、上方向の刺激が最適方向なのです。今まで説明してきたニューロンは全部垂直細胞のタイプだったのですが、それ以外に水平細胞があって、単純スパイクは記録部位と同側で、複雑スパイクが反対側、どの細胞をとってみても、単純スパイクと複雑スパイクの最適方向はちょうど逆になっています。これは、先ほど言ったLTDとLTPで単純スパイクの波形が鏡像で学習されるとすると、当然予測される結果なので、これはもうこちらが原因、こちらが結果と思うと、小脳の学習説にぴったり合った話なわけです。

しかし、この上方向、垂直細胞と水平細胞しかないということは、ここの学習だけでは説明できないわけで、結局、下オリーブ核、ひいては副視索系で最適方向がどうなっているかということを調べなければいけないわけです。河野さんの共同研究者のMustariさんという人がいるのですが、その人が調べられていて、pretectumのlateral terminal nucleus (LTN)とnucleus of optic tract (NOT)で、それぞれ垂直、水平なのだが、最適方向は上方向と、それから記録部位と同側だということがわかっているわけです。下オリーブ核にそれが伝えられて、結局、登上線維入力のこの赤はどこに源があったかということ、ここ副視索系(pretectum)にあるのです。これは、しかも運動の座標系なのです。水平に関しては間違いなく水平の外眼筋というのがあって、それが水平の動きをあらわしていて、垂直に関してはちょっといろいろ議論があるのだが、ややこしいから言わないが、大体荒く言って、これは筋肉の座標系とっていい。

そうすると、先ほど言った運動指令の誤差信号というのは、運動指令の座標系になっていなければいけなかったわけです。それがちゃんとここではなっていて、どこにその起源があるかということ、実はこの副視索系にあったわけです。副視索系のこの座標系はどこから来たのかと言われて、それは私は知らない。きっと、進化なのか、それとも、視覚系が、哺乳動物でも割と下等なと言ったら怒られるのかな、それでは筋肉系にきちんと合っているということがあって、それが小脳に伝わっていったわけです。ですから、このポピュレーションコーディングから、筋肉座標系への変化というのは、大もとは副視索系にあるのだが、どうして小脳で伝えられるかということ、これは可塑性で座標系がぐっと絞り込まれるといことを示しているわけです。

(図18:発火頻度を含む小脳スキーマ)

ポピュレーションコーディングは、それに限らず、実は速度選択性ということに関しても、MST野や背外側橋核では、いろいろな最適速度を持ったニューロンがあるのだが、プルキンエ細胞では、ほとんど最大、非常に高いところに最適速度を持っている細胞がほとんどで、これは発火頻度が運動指令、もしくは視覚刺激のスピードをあらわしているというレートコーディングに合った話なのです。ですから、大脳皮質はポピュレーションコーディングで、小脳に来るとレートコーディングだと。それから、これは竹村さんがいろいろやっていて、ちょっといろいろ難しいのだが、波形に関しても、MST野や、あるいは背外側橋核では、いろいろな波形のパターンがあるのだが、プルキンエ細胞に来ると、比較的画一的な波形が出てくるということから考えると、時間波形に関しても、最適速度に関しても、それから最適方向に関しても、大脳ではポピュレーションコーディングが使われているが、平行線維、プルキンエ細胞は、多分ここでドラスティックな、ニューラルコードの変換が起きて、小脳

ではきちっと決まった座標系でのレートコーディングが使われる。そういうドラスティックな変化は、何で起きているかという、可塑性がそのメカニズムで、大もとをたどると古い視覚系がタネを持っているという話になるわけです。

(図 19: シミュレーションモデル)

ここまではお話というか、解釈で、それは解釈しているだけなのかと言われるとつらいものがあるので、山本君が、今言った追従眼球運動の学習のすごく詳細な MST 野から小脳に至るシミュレーションをやっていて、基本的には先ほど言った、例えば逆ダイナミクスモデルが、LTP、LTD で獲得されるとか、ポピュレーション・コーディングからレートコーディングになるとか、1 つひとつの細胞で、その単純スパイクと複雑スパイクの発火頻度が鏡像になるとか、そういったことを詳細なシミュレーションで再現されることを確かめたのです。

5 追従眼球運動と内部モデル理論

5.1 内部モデル理論とフィードバック誤差学習を支えるデータ

そういうわけで、この小脳の神経生理学的な研究というのは、いろいろな意味でフィードバック誤差学習をサポートしているというように考えています。まず第 1 に、単純スパイクが逆ダイナミクスモデルで、よく再構成できている。それから、これはあまり言わなかったが、竹村さんの研究から小脳への視覚入力というのは、実は眼球の逆ダイナミクスモデルではよく再構成できなくて、レチナルスリップでかえってよく再構成できる、という話があります。

それから、複雑スパイクはすごく低い発火頻度なのだが、実は多数回時間加算をすると、非常に周波数の高い、運動情報を選んで運んでいる。でも、それは多数回加算したら、あなたたち実験者が多数回加算しただけで、脳の中では多数回加算できないではないかという批判がよくされるのですが、そうではなくて、長期減弱とか長期増強が多数回加算の基本になっているのです。だから、ああいうものがあると、こういう情報が引き出せるということが、山本君の仕事でもわかるが、黒田さんという人が最近やった仕事でもそういうことがわかる。

それから、最後に、ポピュレーションコーディングからファイリングレートコーディングへの、非常に激しいニューラルコードの変換が、平行線維、プルキンエ細胞のシナプスで起こります。それは、方向、速度、それから波形に関して起きて、それは結局、climbing fiber インプットで、もとをたどれば、副視索系の誤差信号によって教師あり学習でそういう激しいニューラルコードの変化が起きると考えられます。もちろん私はバイアスがありますが、かなりトップダウンで始まったコンピュテーショナルな、まず逆モデルが必要だと考えました。逆モデルを学習するためにはいろいろな方法が考えられるが、生理学的にもっともらしいのはフィードバック誤差学習だろうと考えたわけです。脳には内部モデルがあるというのも、いろいろなビヘービアの実験でわかっていて、そういう内部モデルがあるとしたら、教師あり学習から考えて、一番ありそうなのは小脳だろうと考えました。たまたまですが、神経生理学者と一緒に共同研究ができて、いろいろ理論の予測を調べると大体当たっているというので、こういう仕事というのは、先程言った未知のレベルを上から下までつなぐというのの何かひな型にならないだろうかという期待があるわけです。

5.2 大脳と小脳

ここで1つうまくいったからといって気を大きくして、思いきり大きい話をさせてもらおうと、一応 OFR というのはすごく単純な反射運動なのだが、大脳と小脳というのは両方かかっているの、これから学んだことをなるだけ一般的に言わせてもらおうと、大脳皮質はポピュレーション符号化をしている。小脳皮質では発火率の符号化をしている。小脳皮質では、決定論的なメカニカルな内部モデルを持っている。大脳皮質では、これはあまりまだ言っていないのですが、確率的な内部モデルを持っているのではないだろうか。大脳皮質では、皮質のダイナミクスで、画一的なモデルを使ったカルマンフィルタみたいな処理をしていて、小脳皮質でやっているこ

とは、基本的に入出力変換だと。大脳皮質では確率分布そのものを表現できるが、小脳皮質では確率分布は表現できなくて、平均値とか分散とか、そういうモーメントみたいなものをあらわしている。

例えば smooth pursuit とか、あるいは輻輳運動みたいに、興味ある対象が複数個あるような場合には、大脳皮質、MST野とかMT野では、多重のピークがあって、それはそれぞれ興味ある物体に対応しているだろう。しかし、興味ある多数の物体全体にフォーカスすること、あるいは smooth pursuit することはできませんから、その場合には小脳では、結局、競合する50のうち1つだけを選んできて運動制御しなければいけない。これは銅谷さんの受け売りなのだが、大脳皮質では教師なし学習が行われていて、小脳皮質では教師あり学習が行われているのだと。それで、こういう全体としての違いが出てくるのだらうと思っているわけです。

6 おわりに

ですから、こうやって本当にたまたまうまくいった研究ではあるのだが、うまくいってみると、いろいろ偉そうなことが言えて、まず1つは、理論と実験というのは、何でもお互いに繰り返して、理論が何か考えて実験してもらって、実験で新しいことがわかって、理論のほうもまた修正するというプロセスを何回か繰り返さないと、決してよいものにはならないというのがよくわかるのです。

あと、理論家がいっぱい言うのは楽だが、実験家は大変だということもすごくあって、結局、コンプレックス・スパイクは高い周波数の情報を運んでいるのだらうと思って、頼んで、1個につき1,000回で、9個につき5,000回とかとってもらったのだが、もしそれは予想が外れていたら、もう全くむだな実験に終わったわけです。だから、理論家のほうはすごく楽だが、実験するほうはとてつもなく大変なので、やはり理論家もかなり命をかけて予測してやってもらわないと、何か割に合わないというか、そうではないとコラボレーションというのはうまくいかないと思うのです。

心理学の実験というのはもうちょっと楽なのだが、やはり理論家がいっぱい勝手に言って心理学の実験をやると、心理学の人は結構振り回されていて、かわいそうなパターンになるのです。だから、日本は理論家と心理学者と神経生理学者が、決して僕はコラボレーションがうまくいっているとは思えないです。1つは、やはり理論家が、何が実験家の大変なところとか、何が難しいかとか、何で効率が悪い実験をしたくないかとか、そういう気持ちをわかっていない。実験家のセオリー・オブ・マインドを持っていないのです。だから、何か全然話が通じない。

でも、では、アメリカのほうがいいかというと、僕はアメリカもあまりいいと思わなくて、きのう、スローン・ファンデーションとかMITとかカルテックとかいろいろ褒めたのだが、あそこは今度は実験家が勝ちすぎていて、つまりリチャード・アンダーソンとかがやはりどーんとお金を持っていて、物理学者とかコンピュータサイエンティストとが入ってきて、結局、今度はその人たちはデータ処理のプログラム書きのお手伝いみたいになってしまって、決して古きよきMITのコンピュテーショナルセオリーっぽいことはさせてもらえないのです。その話が大きすぎて、甘すぎて、実験にかからんというわけ。だから、アメリカも決していいとは思わない。だから、日本の中で実験家と理論家が本当に助け合って、お互いに得するようなパラダイムでうまくやっていくという雰囲気を作るのではないかなと思っています。

そのためにはやはりお互いに相手の心のありようというのを理解しなければいけないので、技術よりもむしろセオリー・オブ・マインドですか、理論家というのは何を考えて何が大切だと思っているかとか、心理学者は何がおもしろいと思っているかとか、生理学者は何が嫌いで何が好きかとか、そういうことをお互いにわかり合うというのが、実はいいコラボレーションをするための一番大切なところで、我田引水になります。私は塚原伸晃先生という神経生理学者の研究室に助手で4年間いて、それはすごくよかったと思うのです。私以外は全部実験生理学者で、その人たちの中でどのようなふうに考えるかというのを。

しかし、みんなそういう経験というのはなかなか得られないので、だから、エクステンションとか、理研のサマーコースとか、生理研のサマーコースとかのサマーコースとか、いろいろな機会を使って、生理学者が理論家

のところ、それから理論家は生理学者のところに行くことによって、お互いの心のありようとか、何を大事だと思っているかを。何を大事だと思っているか、何が価値があると思っているかを理解するのが一番難しく、その部分というのは、論文に書いていないところなので、それが大切だと思うので、ここの会もまざっているので、ぜひぜひそういうことを学んでもらえたらいいかなという気がします。

質疑応答

(質問者1) 視覚入力に1回動き出したらずっと動いているような状態ですか。

(回答) 300ミリ秒ぐらいでとめてしまいます。そこが smooth pursuit なんかとすごく違うところで、smooth pursuit の場合は、ターゲットをずっと、例えば sin 波状に動かし続けて、それを目で何秒にもわたって追いかける。それから輻輳運動も多分そうですね、ずっと出っ放しで動かすというもので、それ自体はおもしろいのですが、河野さんたちが賢かった、実験的に上手だったのは、わざと思いきり短い時間しか見ないというように決めてしまって、そこに話を限って研究されたわけです。それは、結局、システムはフィードバック制御系なのだが、基本的にはフィードフォワードで制御している部分しか見ていないわけです。情報が戻ってくるのは、確かに60ミリ/秒ぐらいで戻ってくるので、後ろの部分はフィードバック情報を聞いているのだが、一番肝心の加速度とか速度成分がぱっと出ているこういう部分というのは、ほぼフィードフォワードで制御が行われているわけです。フィードバック情報が戻ってくると、眼球の速度はぐっと落ち着いてきているという状況なのです。

(質問者3) それぞれ θ 、 $\dot{\theta}$ 、 $\ddot{\theta}$ を持っているプルキンエ細胞の時間的な情報が合わさって運動情報を表現しているのか？

(回答) 1個のプルキンエ細胞が θ 、 $\dot{\theta}$ 、 $\ddot{\theta}$ 、3つとも持っています。しかも、きょうは全然詳しくも何も言わなかったのだが、肝心なことはこういうふうに線形結合であらわしているときに、加速度の係数と速度の係数の比に関しては、運動ニューロンと同じ比を持っていて、つまり、ダイナミックな運動視野の成分に関しては、1個のプルキンエ細胞でほぼ必要なものは持っている。しかも、それが多分2万個か3万個ぐらいのプルキンエ細胞がこういうのかかわっていると思われまから、そいつらがさらに足し合わさって、多分より精度を上げて、制御しているのだらうと思っているのです。

(質問者3) プルキンエ細胞が発火したらもう多分筋肉への刺激と同じのが出てくるということですか。

(回答) そうです。

(質問者3) プルキンエ細胞の時間成分はどのように学習するのか。

(回答) 1個のプルキンエ細胞そのものがこういうふうに複雑な時間波形を持って、この中に眼球運動の位置、速度、加速度の成分が入っているわけですが、これはもともとどこから来ているかということ、やはり苔状線維の中にそういう情報が入っているわけなのです。ちょっとぱっとしかお見せしませんでした。これは苔状線維のもとには橋核で、さらにその大もとにはMSTです。MSTの細胞の中に、いろいろな発火の時間波形というものがあって、これは潜在的には眼球の位置、速度、加速度の成分をいろいろな割合で持っている。例えばこれは結構フェージックで、これはトーニックな細胞の例を見せていますが、いろいろな細胞があって、そいつらの出力をうまく山本君の仕事で言えば、ここのいろいろな波形のものがあって、それをうまくLTPとLTDで組み合わせることで必要な波形が学習で獲得できるということを彼は示しているのです。

(質問者4) Is your model perfectly heading of superior colliculus system?

(回答) 上丘は、多分サッカーと、smooth pursuit にはすごく大切だと思うのですが、OFR(追従眼球運動)に関して、上丘というのが関係しているという話は僕は聞いたことがないです。竹村さん、知っていますか。(竹村) まだ調べてないです。

(回答) 先ほどの神経回路があります。あれは、当推量で書いたものではなくて、そこを例えばムシモールで破壊したら追従眼球運動の速度が落ちるとか、追従眼球運動中に、そのニューロンが発火しているとか、そういう方法で調べられた回路なのです。だから、そういう意味で、実験的に全部手が入っていると、調べられている部分が書かれた回路になっていて、上丘はそういう研究が追従眼球運動中にはないから、いまのところ、神

経路には入ってません。

(質問者5) ちょっと話が戻ってしまうのですが、複雑スパイクの高周波成分がどういう意味を持っているというのがまだ気になっていて、鏡像で単純スパイクに移るとすると、単純スパイクの高周波の初めのノッチみたいなところに、それが複雑スパイクの時間波形が移ったという考え方も1つできると思うのですが、それ以外にもう一つ可能性があります。それは、橋核のレベルで非常にシャープな発火、図の上のヒストグラムで見て、ぴょこんというのがありますね。それがやはりフィルタリングされて出てきて、単純スパイクになっている。そういうふうにも見えるわけなのです。その複雑スパイクがせっかく高周波成分を持っていたとしても、LTDで単純スパイクに移しとられるときに、タイムウインドウがスライスの実験とかだと、結構100ミリ、200ミリというオーダーで非常にブロードなので、そこにフィルタリングが起きてしまって、複雑スパイクの高周波成分が単純スパイクには移しとれないのではないかと。だとすると、その複雑スパイクが高周波を持つということには、非常に機能的な重要性というのは実はあまりなくて、副視索系にもともと入ってきている視覚系の成分の高周波がそのまま下オリブ系にも入っていると考えるべきなのかということところがちょっと今わからないで混乱しているのですが。

(回答) すごくいい質問でというか、僕はもうその悩みを5年間ぐらい持ち続けてきて、ごく最近まで多分答えられなかったのです。でも、今は答えられます。黒田真也さんという人が、もともと Signal transduction pathway をやっていた人なんですが、彼がうちへ来ました。今現在は、Kandel のところにいるのですが、彼が今の質問に多分答えられるようなシミュレーションをやりました。僕らの高周波が正しいとすると、下オリブ核のニューロンがランダムに発火して、うまくそれを平均加算すると高周波の成分が出てくるということは大切なわけです。そうでないコーディングをする、わざと波形をゆがめてやって、分布にしたり、それから閾値を置いておいて、その閾値のところでも発火するとか、最大値のところでも発火するとか、平均発火頻度は一緒なのだが、ポワソン分布でスパイクがジェネレートされて、平均発火頻度はきれいなこういう波形を持っていない場合とこの場合とを比べると、やはりこうでないと、OFRの、例えばステップアップダウンとか、ああいう学習ができないのです。

(質問者5) それは複雑スパイクの波形自体をなまらせるとだめだという感じですか。

(回答) なまらせるとというよりも、ゆがめるとだめだということです。だから、なまらせるとだめということは、もちろん先ほど言われていたLTD、LTPの時間窓は入れているのです。ですから、もともとなまらせてあるのだけれども、なまらせてと言われたら、ちょっと今多分一般の人にはわからないと思うのですが、LTDが起きるときにはタイミングというのが肝心で、先に平行線維入力が入ってきて、その後に登上線維入力が入ってくる。しかも、その登上線維入力は、大体50ミリ秒から100ミリ秒ぐらいの間に入ってきたときに一番LTDが起きやすく、例えば登上線維が平行線維よりずっと前に入ってくるとか、登上線維が平行線維に対して例えば300ミリ秒おくれるとか、そういうのになると可塑性が起きないのです。だから、可塑性の窓みたいなものがあって、テンポラルウインドウがあるわけです。そうすると、もともと窓というのは幅が50ミリ秒とか100ミリ秒ぐらい、結構甘いものだから、そのような甘い窓であったならば、登上線維入力がこのようにハイフリークエンシーを持っていると言っても、結局、ローパスフィルターをかけられているようなものだから、意味がないではないかというのが多分北澤さんの1つの疑問で、僕もそれはずっと不安に思っていたのだが、そういう窓がかかっている、これの波形をゆがめるような操作をしてしまうと、正しい学習が起きてこないのです。やはりタイミングというのはいくらも大切で、タイミングがずらされるようなことが起きてしまうと、うまくいかない。

(質問者5) その複雑スパイクのハイフリークエンシー成分を少しきれいに、なまらせた上で、確率分布としてはゆがめないでやってもやはりだめなんですか。

(回答) それはやってないです。それはうまくいくのかな。でも、やはりあまりゆがめると、前に起きたりするのです。やはりどちらが先かというのは結構大切で、平行線維が何かこの辺でピッと入ってくるわけです。ゆがめて複雑スパイクがそれより前に来ると、途端に学習が起きなくなりますから、だから、そのゆがめ方が後ろにだけずらすというのであったならば、でも、ステップアップダウンとかは結構短い時間で、150ミリ秒とかでアップダウンするのです。それぐらいだと、あまりゆがめるとやはりおかしくなるのですよ、因果関係が。だか

ら、黒田さんのでゆがめるとうまくいかないのだと僕は理解しています。

(質問者) 一点なのですが、先生のお話の中で、一番最初の実験の前で単純スパイクと複雑スパイクが、学習にともなってだんだん変化していくというのがありますね。というのは、この実験系というのは、学習とは依存していない形の、もともとこういうふうな形になっているということで、学習で変わっていくというところが見られるような実験系があったらおもしろいなというように考えたのですが。

(回答) 実は、小林君が、1例だが、やっていて、学習に伴って変わるのです。このOFRでも学習系というのがあるのです。最初、例えば10度/秒で速度を動かしておいて、150ミリ秒後にすぐにそれを20度/秒とかにしてやると、それですとサルを眼球運動を学習させると、最初の10度/秒に対しても、次の20度/秒もある意味で予測して、たくさん目が動くようになるのです。河野さんとMilesさんが最初に調べて行動実験で発見した追従眼球運動の学習効果です。河野さんたちは、それと同じ条件でサルにタスクをさせたときに、小脳からニューロン活動(単純スパイクと複雑スパイク)を記録したのです。そのデータは、理論が予測するような方向に複雑スパイクと単純スパイクが変化していたのです。が、それは例が少ないので、それだけで論文発表するのはあまり得策ではないというので、発表していません。多分竹村さんが方向学習の方で、その実験を計画中です。

(質問者6) 今の方向が変わるところがちょっと興味があったのですけど。

(回答) そうか、あまり言うとか何か嫌だ(笑)。

(質問者6) 副視索系で垂直と水平という方向というのは、それはいろいろな種類によって固有なものなわけですか。

(回答) 多分、金魚からウサギから、猫からサルから全部一緒だと思うのですけれども。この座標系というのは何で出てきたかという、多分下等動物では視覚系と眼球運動の外眼筋のシステムというのは、すごくびっちり対応しているのではないかと思うのです。やはり要するに目が動く、画像が動くというのは、きのうの分裂病の話ではないが、外の世界が動くということはあまりなくて、と僕は思うのですが、自分の目が動くほうが多いと思うのです。そのときに、例えば水平外眼筋と垂直外眼筋がある程度独立に動いてくれるとすると、基本的には外界からの視覚刺激というのは、水平の成分と垂直な成分という2つの独立成分があるわけではないですか。そこで何かある種の statistical learning とか、Hebbian learning とかが起これば、こういう副視索系でスーパーバイズ・学習ではなくても、水平と垂直の Motion sensitive cell が出てくるのはそんなに驚くべきことではないので、ウサギでも金魚でも、それぐらいのことはするだろうと。しかし、何でか知らないが、そういう座標系をうまく高等動物でも使って、ポピュレーション・コーディングからファイリングレート・コーディングに変えているのだらうというのが、僕の推測です。これはあくまで推測だから、NOTの方向選択性がどこから出てくるかというのが大きな研究トピックスではあると思います。

(質問者6) ええ、それに関係してなのですが、結局、違った系において、どういう座標系があるのか。つまり。

(回答) そういうことか。それって、結局、MSTでポピュレーションコーディングしていて、このポピュレーションコーディングって、いわば確率分布に関して非常に一般的な表現をしているわけです。そこから何でも取り出せるわけです、一般的にはデコーディングシステムさえあれば。ここで、いわば小脳はMSTの表現の中から、平均的な視覚世界の動きみたいな情報を取り出しているのだが、言われる意味は、違う座標系で違う情報を取り出している例があるかということです。そうしたら、Cognitiveには、例えばMTとかMSTの細胞に電流を流してやると、サルがランダムウッドはどちらへ動いているかという判断が狂うとかという話がありますから、この情報表現が、つまりポジティブな運動方向の判断とかに使われているということはわかっています。しかし、読み出しのファイルがどうなっているかということに関してきちっとわかっているのはこの追従眼球運動のシステムだけです。だから、そういう意味でも、これはすごくいいモデル系なのです。その問題意識は僕らもあって、田端君がいろいろ考えたようなものからみまます。ポピュレーション・コーディングというのは、多機能な表現で、そこから何でも出せるわけだから、そこからこちらのシステムにはこれを使って、これはこれを使ってとか、そういうのを2つでも何か突きとめられると、いろいろ議論ができておもしろいと思います。

(司会) よろしいでしょうか。では、これでおしまいにしたいと思います。どうもありがとうございました。
- 拍手 -